

University of Groningen

Restoring mussel bed

de Paoli, Hélène Claudine

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version

Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:

2017

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):

de Paoli, H. C. (2017). *Restoring mussel bed: A guide on how to survive on an intertidal mudflat*. [Thesis fully internal (DIV), University of Groningen]. University of Groningen.

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

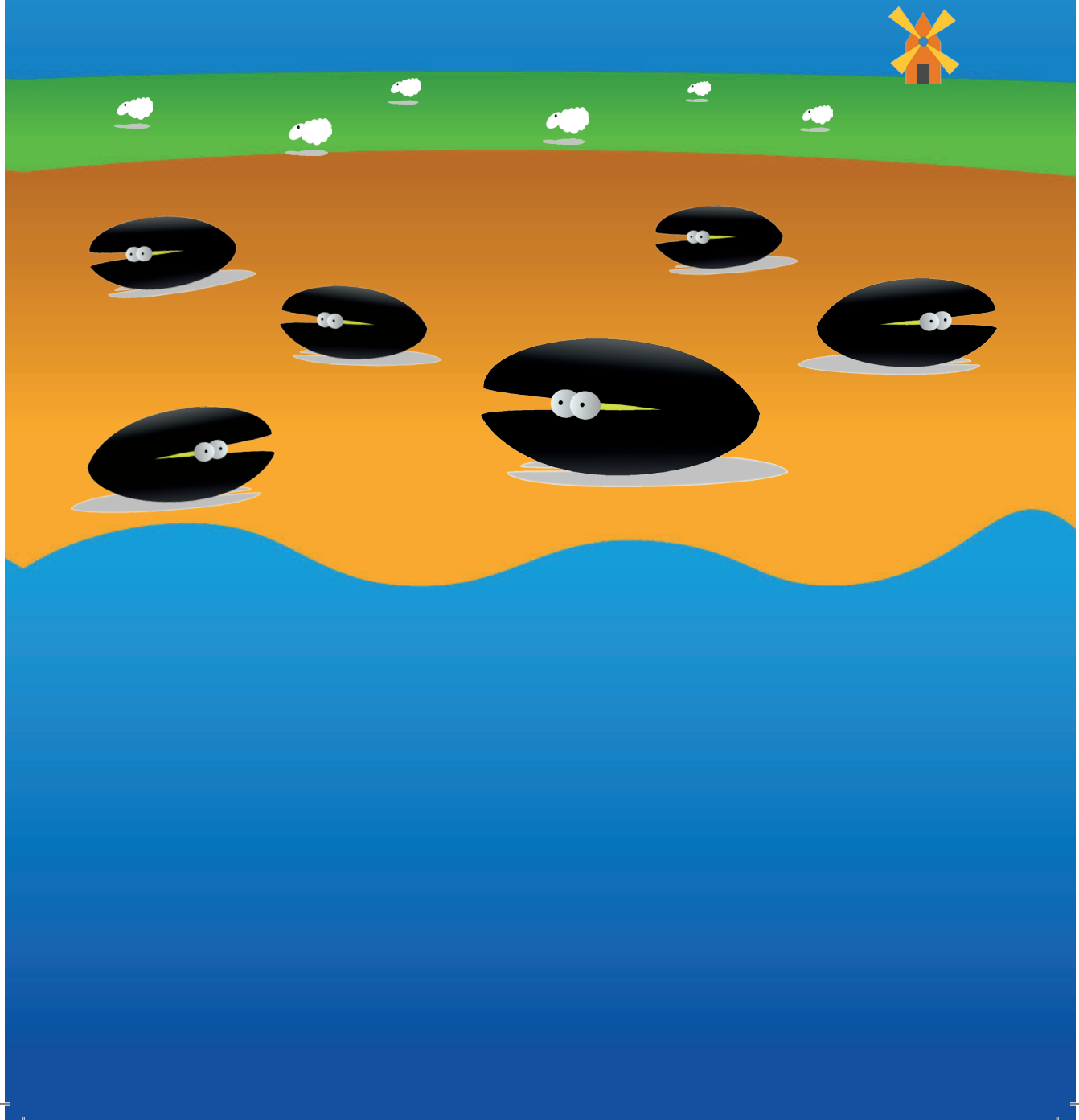
The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

Summary



English Summary

Many coastal ecosystems worldwide have become severely degraded because of loss of habitat-modifying ecosystem engineers including salt marshes, seagrass meadows, mangroves, and coral and shellfish reefs, resulting in a concomitant loss of ecosystem functioning and services. Reef-building shellfish such as mussels and oysters are particularly important on intertidal flats, where they facilitate many species by creating complex and solid structures in an otherwise sandy environment. Yet, similar to many other coastal ecosystems, both oyster and mussel reefs have severely declined over the last decades. In the Wadden Sea, mussel beds covered about 4100 ha of the intertidal mudflats in the 1970s, but around 1990 this area was reduced to a near 100 ha due to overfishing combined with natural causes. At present, mussels have only partly recovered.

In this thesis, I have investigated the mechanisms underlying persistence of natural intertidal mussel beds in the Wadden Sea and the processes that limit restoration attempts of this important habitat. First, I have investigated the importance of the spatial organization of mussel beds for their resilience. On natural mussel beds, mussels form complex, nested patterns consisting of small 5 to 10-cm strings that in turn make up larger 3 to 5-m bands, a pattern that results from the interplay of facilitation between the mussels, competition for food, and aggregation into small clumps. Underneath the large banded aggregations of mussels, faeces and pseudofaeces accumulate, leading to elevated hummocks of organic matter-rich silt with mussels on top. The effects of mussels bed organization and of the development of hummocks on the persistence of mussel beds were studied in two separate experiments, on which I report in chapter 2 and 3. Second, I have tested whether transplantation of mussels from subtidal into the intertidal areas could be a feasible approach to restore intertidal mussel beds in the Wadden Sea, on which I report in chapter 4. Finally, I studied in chapter 5 the morphological and behavioral

differences between subtidal and intertidal mussels in order to understand difficulty that we encountered in restoring intertidal mussel beds using subtidal mussels.

Mechanisms underlying mussel bed resilience.

To understand how aggregation by mussels at the two spatial scales affected their persistence on the intertidal mudflat, I tested how small- and large-scale aggregation affected mussel cover over time ([Chapter 2](#)) in a fully factorial mussel transplantation experiment where we designed artificial mussel beds to have no, any or all types of patterns. This experiment showed that any form of aggregation greatly improved mussel bed persistence. Clump formation appeared crucial for perseverance, and aggregation in banded patterns facilitated clump formation; the mussels then formed clumps themselves. Without any form of aggregation, the density of mussels is too low, and they have difficulty moving when alone on sand. As a consequence, they cannot form the clumps that are essential to maintain themselves in the habitat. Large-scale bands increase the local density to a level that allows mussels to latch on to each other to form clumps that are essential for mussels to survive in this dynamic environment.

An important consequence of the mussels aggregating in banded patches is the formation of hummocks. In [chapter 3](#), I observed that this increases water across the top of the hummock in middle of the mussel bands. In existing mussel beds, where dislodgment is minimal because the mussels are attached to each other by byssus threads, mussel condition and density was highest on top of the hummocks, most likely because food availability increases under the enhanced water flow. In contrast, mussels that were experimentally transplanted on top of artificial hummocks had much lower survival compared to mussels on flat controls, because the transplanted mussels were not able to attach sufficiently fast and were dislodged. The effects of hummocks for the mussels appeared a two-edge

knife, where the positive effects of mussel dominated on the hummocks, but the negative effect dominated in the transplantation experiment, severely reducing survival.

Restoration of mussel beds using subtidal mussels

Even after understanding the mechanisms and importance of self-organization for the persistence of mussel beds, their restoration remained a significant challenge. In chapter 4, I conducted, in an extensive collaborative effort, an experimental transplantation of subtidal mussels, creating 36 25x25-m plots on the islands of Terschelling, Ameland and Schiermonnikoog. According to the principles outlined above, the beds were built on a flat substrate with a density that allowed mussels to form clumps. In addition, the potential importance of sediment stabilizing substrate was tested by adding coconut fiber net to half of the plots. I then followed the persistence of these artificial mussel beds for a number of months, expecting them to survive at least for a few years. Surprisingly, however, all the beds disappeared between 3 (on Ameland) and 7 months (on Terschelling) time. Neither predation by birds and crabs, nor disturbance by waves stress could not explain differences in survival between islands. However, the fact that the beds started to disappear from the edge strongly suggest that waves are the most important factor driving the rapid disappearance of the experimental mussel beds.

Next, I investigated whether the fast collapse of the transplanted beds was due to the use of mussels from subtidal areas, hypothesizing that these mussels could not adapt to their new intertidal environment (Chapter 5). To this end, I first compared the survival of sub- and intertidal mussels in a smaller field experiment near Schiermonnikoog. The comparison revealed that intertidal mussels were much better adapted to the intertidal habitat than subtidal mussels; after 20 days, 70% of all intertidal mussels survived, while only 2% of subtidal mussels survived. Furthermore, a comparison of morphological characteristics revealed that

the shells of subtidal mussels were 3 times lighter than those of intertidal mussels, making subtidal mussels more vulnerable to predation by birds and crabs. Finally, laboratory experiments demonstrated that attachment to substrate by intertidal mussels was 3 times higher compared to subtidal mussels, making the latter more vulnerable to hydrodynamic stress as well.

From the comparison of the intertidal and the subtidal mussels, I conclude that subtidal mussels were not well adapted to the intertidal environment to which they were exposed in the transplantation experiments. I then investigated whether these striking difference could be explained by genetic differences between sub- and intertidal mussels. However, genetic analysis showed that despite their differences in morphology and behavior, subtidal and intertidal mussels did not appear to differ much genetically, suggesting that phenotypic adaptation as a likely driving mechanism for the observed differences. This highlights an issue that is of broad relevance to restoration science: is it always possible to restore a specific habitat or species by transplanting organisms from other areas, or can maladaptation of the transplanted organisms then limit restoration success?

Conclusion

My thesis highlighted that mussel do shape their own environment enhancing their survival and access to resources. This finding has important implications for future restoration projects. At first sight, mussel transplantation may appear a good restoration technique, as it would allow mussels to quickly (re) built their environment. However, mussel do not only shape their own environment, but their environment also shapes them. Intertidal mussels have a morphology and a behavior that allow them to survive in a dynamic area. Subtidal mussels are not adapted to intertidal conditions and cannot survive on an intertidal mudflat, making transplantation not suitable to restore intertidal beds. A possible technique

to restore mussel beds would consist in simulating natural mussel bed conditions to increase recruitment.

Dutch Summary

Wereldwijd zijn kustecosystemen die belangrijke ecosysteemdiensten leveren, zoals kwelders, zeegrasvelden, mangroven en koraal- en schelpdierriffen, ernstig aangetast door van het verlies van habitat-modificerende organismen ook wel biobouwers genoemd. Rif-bouwende schelpdieren zoals mosselen en oesters zijn bijzonder belangrijk voor droogvallende platen, waar ze een habitat bieden aan veel andere soorten doordat ze complexe, solide structuren creëren op de doorgaans zanderige wadbodem. Toch zijn, net als vele andere kustecosystemen, zowel oester- en mosselbanken sterk in aantal afgenomen in de afgelopen decennia. In de Waddenzee bedekten mosselbanken in de jaren 1970 ongeveer 4100 ha van de wadplaten, maar rond 1990 was dit gebied gereduceerd tot ongeveer 100 ha, als gevolg van overbevissing in combinatie met natuurlijke oorzaken. Zelfs op dit moment zijn de mosselbanken slechts gedeeltelijk hersteld.

In dit proefschrift heb ik de mechanismen onderzocht die ten grondslag liggen aan het voortbestaan van natuurlijke mosselbanken in de Waddenzee, en aan de processen die het herstel van dit belangrijke getijdehabitat beperken. In de eerste plaats heb ik het belang van de ruimtelijke organisatie van mosselbanken voor hun veerkracht onderzocht. In natuurlijke mosselbanken vormen mosselen complexe patronen die bestaan uit kleine, 5 tot 10 cm grote strengen, die op hun beurt weer deel uit maken van grotere banden van 3-5 m doorsnee. Dit patroon is het gevolg van het samenspel van onderlinge bescherming door mosselen tegen predatie en golfslag, concurrentie om voedsel, en actieve aggregatie in kleine groepjes. Onder de grote bandpatronen hopen zich feces (i.e. mosselpoep) en pseudofaeces (voedsel-kliekjes) op, wat leidt tot een glooiend landschap van verhogingen van organische stof-rijk slib met daar bovenop de mosselen. De effecten van zelf-organisatie in mosselbanken en van de vorming van het glooiende landschap op het voortbestaan van mosselbanken werd onderzocht in twee afzonderlijke experimenten, die ik

beschrijf in hoofdstukken 2 en 3. Ten tweede heb ik getest of transplantatie van mosselen uit diepere delen van de Waddenzee naar de getijdenplaten een haalbare aanpak zou zijn om mosselbanken te herstellen. De resultaten hiervan beschrijf ik in hoofdstuk 4. Tenslotte, bestudeerde ik in hoofdstuk 5 de verschillen in morfologie en gedrag tussen subtidale en intertidale mosselen, om moeilijkheden die we tegenkwamen bij het herstellen van droogvallende mosselbanken te kunnen verklaren.

Herstel van mosselbanken door middel van mossels uit dieper water.

Om te begrijpen hoe patroonvorming het voortbestaan van mosselen op getijdeplaten beïnvloed, heb ik getest hoe klein- en grootschalige aggregatie de overleving van de mossels beïnvloedt (hoofdstuk 2). In een “full-factorial” mossel-transplantatie-experiment maakten we kunstmatige banken met geen, alle, of een van de twee soorten patronen. Dit experiment toonde dat aggregatie (samenklontering) de overleving van mossels sterk verbeterd. De vorming van kleinschalige mosselklompjes en strengen bleek cruciaal voor de overleving, terwijl de bandvormige patronen de klompvorming vergemakkelijkte. Zonder enige vorm van aggregatie blijft de dichtheid van mosselen laag, en omdat mossels moeite hebben om te bewegen op kaal zand kunnen ze in die situatie in klompen of strengen vormen. Grootschalige banden verhogen de lokale dichtheid tot een niveau waarbij de mosselen wel de clusters kunnen vormen die essentieel zijn voor mosselen om zich te handhaven op de dynamische wadplaten.

Een belangrijk gevolg van de ontwikkeling van de bandenpatronen in mosselbanken is de vorming van slib-bulten onder de mossels. In hoofdstuk 3 observeerde ik dat deze bulten de waterstromingen boven de mossels verhogen, met name in het middelste en hooggelegen deel van de mosselbanden. In bestaande mosselbanken, waar losslaan van mossels

door golfslag beperkt is doordat de mosselen door byssusdraden stevig aan elkaar zitten, was de conditie van de mosselen en dichtheid aan individuen het hoogst bovenop de bulten, waarschijnlijk doordat de hogere stroomsnelheid de beschikbaarheid van voedsel doet toenemen. Daarentegen hadden mosselen die werden geplaatst op de top van kunstmatige bulten een veel lagere overleving dan mosselen op vlak sediment, omdat de getransplanteerde mosselen op de bulten niet in staat waren zich voldoende snel te bevestigen. De effecten van bultvorming voor de mosselen bleken tweeledig te zijn, waarbij de positieve effecten van mossel domineerde op de natuurlijke bulten, maar het negatieve effect overheerst in de experimenten, wat de overleving sterk verminderd.

De mechanisms achter de veerkracht van mosselbanken

Zelfs met het verbeterde inzicht in de mechanismen en het belang van zelforganisatie voor het voortbestaan van mosselbanken, bleef het herstel van mosselbanken een belangrijke uitdaging. In hoofdstuk 4, voerde ik een grootschalige experimentele transplantatie uit waarbij premanent onderwater levend mosselen uit wadgeulen werden uitgezaaid op de getijdeplaten. Dit werd gedaan door het creëren van 36 25x25-m proefvlakken op de eilanden Terschelling, Ameland en Schiermonnikoog. Geïnspireerd door de principes die ik hierboven heb uitgewerkt zijn de bedden gecreëerd op vlak sediment met een dichtheid die voldoende zou moeten zijn voor de mossels op de clustervormige aggregaties te maken. Daarnaast, werd het potentiële belang van sediment stabiliserend substraat getest door de plaatsing van kokosnetten op het sediment. Ik volgde de ontwikkeling van deze kunstmatige mosselbanken gedurende een aantal maanden, waarbij verwacht werd dat deze het voor tenminste enkele jaren zouden volhouden. Verrassend genoeg verdwenen echter alle bedden in 3 (op Ameland) tot 7 maanden (op Terschelling) tijd. Noch predatie door vogels en krabben, noch verstoring door golven kon de dramatisch slechte overleving verklaren. Het feit dat de bedden het eerste aan de rand begonnen te verdwijnen suggereert sterk dat golven toch de belangrijkste

factor zijn die het snelle verdwijnen van de experimentele mosselbanken verklaard.

Vervolgens heb ik onderzocht of het snelle uiteenvallen van de getransplanteerde bedden het gevolg was van het gebruik van mosselen uit de wadgeulen, waarbij we de hypothese hadden dat deze mosselen zich niet kunnen aanpassen aan hun nieuwe omgeving (de wadplaten) die elk getij meerdere uren droogvalt (hoofdstuk 5). Hiertoe vergeleek ik eerst de overleving van mosselen uit sub- en intergetijdengebied in een kleinere veldexperiment in de buurt van Schiermonnikoog. Uit de vergelijking bleek dat droogvallende (intertidale) mosselen veel beter waren aangepast aan het getijde-leefgebied dan de (subtidale) mosselen uit de geulen; na 20 dagen waren 70% van de intertidale mosselen nog aanwezig, terwijl slechts 2% van de subtidale mosselen terug gevonden werd. Bovendien bleek uit een vergelijking van morfologische kenmerken dat de schalen van subtidale mosselen 3 maal lichter waren dan die van intertidale mosselen, waardoor subtidale mosselen kwetsbaarder zijn voor predatie door vogels en krabben. Tot slot, laboratoriumexperimenten toonden aan dat de hechting aan substraat door intergetijdengebied mosselen 3 maal hoger was dan die van sublitorale mosselen, waardoor deze laatste ook kwetsbaarder zijn voor hydrodynamische stress.

Uit de vergelijking van de intertidale en de subtidale mosselen concludeer ik dat subtidale mosselen niet goed aangepast waren aan het intertidale leefgebied waaraan ze werden blootgesteld in de transplantatie-experimenten. Vervolgens heb ik onderzocht of deze opvallende verschillen kunnen worden verklaard door genetische verschillen tussen sub- en intertidale mosselen. Echter, genetische analyse toonden dat ondanks hun verschillen in morfologie en gedrag, subtidale en intertidale mosselen genetisch niet veel verschillen, wat suggereert dat fenotypische aanpassing een waarschijnlijker mechanisme zijn voor de waargenomen verschillen in de eerdere experimenten. Dit wijst op een probleem dat van een brede relevantie is voor de restauratie natuurlijke populaties: is het altijd mogelijk om een bepaald habitat of bepaalde soort te herstellen door

het transplanteren van organismen uit andere gebieden, of kan misadaptatie van de getransplanteerde organismen potentieel leiden tot mislukking van zulke herstelprojecten?

Conclusie

Mijn proefschrift benadrukt dat mosselen hun omgeving op zo'n manier weten vorm te geven dat ze hun overleving en toegang tot voedsel verbeteren. Deze bevinding heeft belangrijke implicaties voor toekomstige herstelprojecten. Op het eerste gezicht lijkt mosseltransplantatie een goede methode voor het herstel van mosselbedden, omdat het een snelle methode lijkt voor mossels om hun habitat opnieuw op te bouwen. Echter, mosselen vormen niet alleen hun eigen omgeving, maar hun omgeving vormt ook de mosselen. Intertidale mosselen beschikken over morfologische en gedragsmatige adaptaties die hen in staat stellen om te overleven in een dynamische omgeving. Subtidale mosselen zijn niet aangepast aan de omstandigheden op getijdenplaten, en kunnen daardoor moeilijk overleven onder deze condities. Mijn conclusie is daarom dat transplantatie niet de meest geschikte methode is om intertidale mosselbedden te herstellen. Mijn werk suggereert dat het simuleren van de natuurlijke omstandigheden op getijdeplaten een betere methode zou zijn om de natuurlijke rekrutering te verhogen.

